

Étude anatomique de la tige de *Commiphora africana* (A. Rich.) Engl. (*Burseraceae*)

J. DUPÉRON

Résumé : Dans cette note, l'auteur décrit l'anatomie de la tige d'une Burséracée africaine : *Commiphora africana* (A. Rich.) Engl. L'étude porte sur les formations primaires, le bois, le liber et le périderme. Le liber est pourvu d'un triple réseau de canaux sécrétant une gomme-résine, le bdellium. Le périderme produit un rhytidome écailleux présentant des couches de cellules particulières sans doute responsables de sa desquamation.

Summary : In this paper, the author describes the anatomy of the stem of *Commiphora africana* (A. Rich.) Engl. (*Burseraceae*). The study concerns the primary tissues, the wood, the phloem and the periderm. The phloem is provided with intercellular canals giving a gum-resin, the bdellium. The periderm gives a squamous rhytidome and presents rings of peculiar cells, probably responsible for its exfoliation.

Jean Dupéron, Laboratoire de Paléobotanique, Université P. et M. Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Les échantillons étudiés¹ proviennent du Darfour, région montagneuse de l'Ouest de la République du Soudan, culminant à 3000 mètres, située environ à la latitude du Lac Tchad. La pluviosité moyenne est de 300 mm par an et les températures s'échelonnent de 10 à 38° le long de l'année.

Commiphora africana (A. Rich.) Engl. est un arbuste qui atteint 3 mètres de hauteur, très ramifié et un peu épineux, à feuilles composées ; il laisse exsuder une gomme-résine, le bdellium, quand on incise l'écorce jusqu'au bois. Il est très répandu en Afrique, depuis le Sahel mauritanien jusqu'en Éthiopie et pousse sur les terrains pauvres et arides. Dans le Darfour, on le trouve associé à *Acacia mellifera* où il constitue la savane épineuse avec d'autres espèces variant suivant le groupement végétal considéré (*Acacia*, *Boscia*, *Caparis*, *Maerua*, etc. ; SCHNELL, 1977, p. 202).

D'une manière générale, le genre *Commiphora* se rencontre en Afrique tropicale, Madagascar, Arabie et jusqu'à l'Ouest de l'Inde. Il renferme 118 à 185 espèces suivant les auteurs. Plusieurs de celles-ci fournissent la myrrhe, d'autres des baumes et gommés-résines.

Nos échantillons ont été récoltés par M. Th. MONOD du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et nous nous proposons de donner la description anatomique de la tige et quelques remarques sur les sécrétions de cette espèce, le bdellium.

1. Th. Monod 18169, Sudan, Tagabo Hills, Northern Darfur, 3.2.1981.

I. ANATOMIE DE LA TIGE

La tige de *Commiphora africana* — ainsi que celle d'autres espèces de ce genre — est caractérisée par la présence de courts rameaux épineux à croissance limitée (Pl. 1, 1). Ils se terminent en général par un bouquet de feuilles et portent souvent les inflorescences (GUILLAUMIN, 1909).

1. Les formations primaires

a) *La moelle* (Pl. 1, 2).

Son diamètre est d'environ 1 mm sur un axe de 28 mm de diamètre. En coupe transversale, les cellules ont une forme le plus souvent polygonale et laissent entre elles des méats. Longitudinalement, elles sont rectangulaires, carrées ou arrondies. Elles présentent de nombreuses punctuations simples, souvent elliptiques, sur toutes les parois et contiennent des grains d'amidon. La moelle ne présente pas de canaux sécréteurs.

b) *Le xylème* (Pl. 1, 2).

Il est composé de nombreux massifs de vaisseaux et de fibres coiffés par du parenchyme cellulosique. En coupe longitudinale, on remarque les épaissements spiralés des premiers éléments formés.

c) *Le phloème* (Pl. 1, 2, 3).

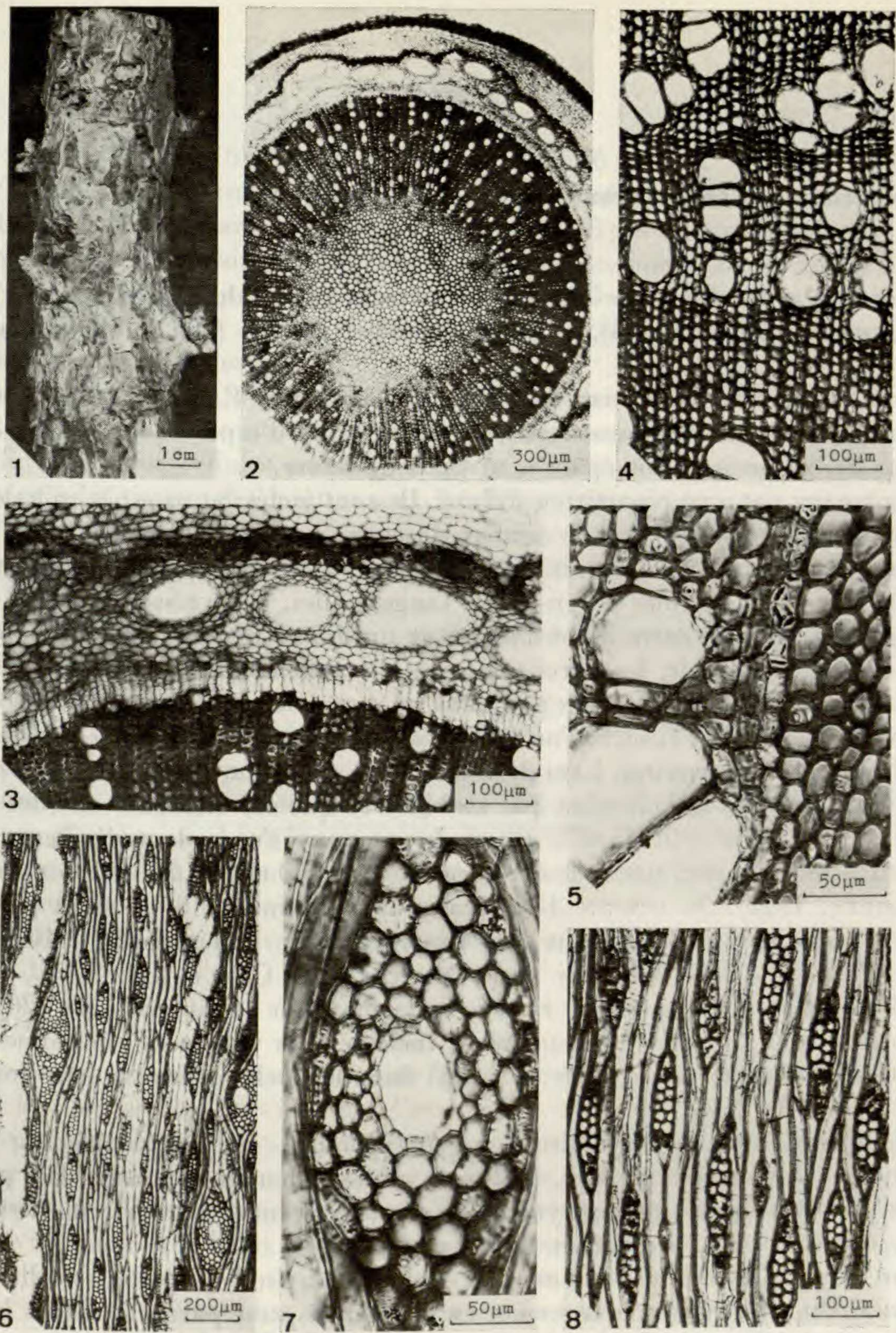
Il forme un anneau continu et semble surtout constitué de cellules parenchymateuses dont certaines viennent en remplacement des tubes criblés. Ceux-ci sont quelquefois encore visibles dans les jeunes tiges, mais beaucoup sont écrasés et forment des lisérés rouge foncé (coloration au carmino-vert). Le phloème est pourvu de gros canaux sécréteurs verticaux déformés par la croissance des formations secondaires et dont le diamètre moyen est de 80 μm environ.

d) *Le sclérenchyme* (Pl. 1, 2, 3).

Entourant complètement le phloème se trouve un anneau de cellules lignifiées à parois très épaissies (jusqu'à 10 μm) et à petites punctuations simples. Longitudinalement, elles sont carrées ou légèrement rectangulaires. Cet ensemble est constitué, dans les jeunes tiges, d'une succession d'arcs contigus dont l'épaisseur est variable (1-4 cellules).

e) *Le parenchyme cortical* (Pl. 1, 2, 3).

Il est composé de cellules banales à parois fines présentant entre elles des méats. Certaines contiennent un gros cristal prismatique. De nombreuses cellules conservent assez longtemps un caractère méristématique et peuvent ainsi se recloisonner radialement (divisions anticlines) ce qui permet au parenchyme de suivre la croissance des formations secondaires et de ne pas se désorganiser sous leur poussée. Ceci s'observe également, mais plus rarement, dans le phloème.



Pl. 1. — Tige de *Commiphora africana* (A. Rich.) Engl. : 1, aspect morphologique de la tige ; on remarque les rameaux courts épineux et le rhytidome écailleux ; 2, vue générale de la coupe transversale d'une jeune tige ; de l'intérieur vers l'extérieur on distingue : la moelle bordée par des massifs de xylème primaire ; le xylème secondaire ; la zone cambiale et le phloème secondaire encore très réduit ; le phloème primaire qui contient de gros canaux sécréteurs verticaux et est bordé extérieurement par des arcs contigus de sclérenchyme ; le parenchyme cortical et une couche péridermique correspondant au fonctionnement de la première assise phellogène ; 3, coupe transversale d'une jeune tige au contact bois-écorce ; à gauche, un petit canal sécréteur est apparu dans le jeune phloème secondaire ; le phloème primaire possède de gros canaux sécréteurs verticaux ; il est limité extérieurement par des cellules de sclérenchyme à parois très épaisses ; en haut, le parenchyme cortical subit des cloisonnements anticlines qui lui permettent de suivre l'accroissement en diamètre de la tige avant de se dissocier ; 4, coupe transversale du bois ; le parenchyme est rare ; certains vaisseaux contiennent de la thylose ; 5, détail de la coupe transversale du bois ; les fibres, le parenchyme vertical et les rayons contiennent fréquemment des grains d'amidon dont on voit bien le hile ; 6, coupe tangentielle du bois ; les vaisseaux possèdent parfois des éléments très courts ; les rayons sont 1-3-sériés ; certains possèdent un canal sécréteur ; 7, coupe tangentielle du bois ; détail d'un rayon pourvu d'un canal sécréteur ; 8, coupe tangentielle du bois montrant les rayons et les fibres septées.

2. Les formations secondaires

a) *Le bois.*

Des données générales sur le bois des principaux genres de *Burseraceae* ont été apportées par SPIEKERKOETTER (1924), WEBBER (1941), HEIMSCH (1942), METCALFE & CHALK (1950).

L'étude a été faite sur un axe de 28 mm de diamètre. En coupe transversale (Pl. 1, 4, 5), le bois présente de nombreuses stries concentriques d'espacement très variable, matérialisées par des fibres à parois épaisses et petit diamètre.

Les vaisseaux ont une répartition diffuse. Ils sont isolés ou groupés radialement dans des proportions variables suivant le secteur de coupe considéré. En moyenne, on compte 78 % de pores isolés, 10 % de pores groupés par 2, 7 % de pores groupés par 3 ou plus (jusqu'à 6) ; 5 % sont en amas ou en paires tangentielles. Les vaisseaux isolés ont un diamètre tangentiel compris entre 30 et 140 μm et un diamètre radial de 35 à 150 μm . Leur forme est arrondie ou ovale. La paroi est fine ; elle atteint à peine 2 μm . Les mesures du diamètre tangentiel de 100 vaisseaux pris dans un secteur compris entre le centre et l'écorce donnent une moyenne de 72 μm . Si l'on mesure les vaisseaux situés à la périphérie du bois — donc les plus jeunes — à environ 1 cm de la moelle, la moyenne de ce diamètre est de 83 μm . Ceci est dû au fait que le bois n'est pas stabilisé et que ses éléments ont des dimensions inférieures à ce qu'elles sont dans le tronc. Les auteurs s'accordent d'ailleurs pour attribuer au diamètre tangentiel une valeur comprise entre 100 et 200 μm (METCALFE & CHALK, 1950 ; WEBBER, 1941). On compte 13-31 vaisseaux par mm^2 (15-43 pores par mm^2). Ces valeurs sont supérieures à celles que l'on trouve dans le bois stabilisé : 10-15 vaisseaux par mm^2 (WEBBER, 1941), 4-15 par mm^2 (METCALFE & CHALK, 1950).

Les éléments sont longs de 180 à 400 μm , la moyenne se situant vers 320 μm . Toutes les perforations sont simples ; leur marge est inclinée. Les vaisseaux contiennent fréquemment des thylls à paroi fine (moins de 1 μm) dans lesquels on trouve souvent des grains d'amidon (Pl. 1, 4 ; 2, 1).

Les ponctuations intervasculaires sont polygonales, souvent contiguës, aréolées et ont en moyenne 7-9 μm de diamètre. Le lumen est étiré horizontalement. Les ponctuations vaisseau-rayon et vaisseau-parenchyme sont simples, rondes et surtout étirées horizontalement ; quelques-unes présentent une légère aréole.

Le parenchyme est très peu abondant, paratrachéal, limité à quelques cellules touchant les vaisseaux. On peut aussi très rarement en trouver dispersé parmi les fibres (parenchyme diffus). Longitudinalement, il se présente en files de cellules rectangulaires, souvent au nombre de 8. Les diamètres tangentiel et radial sont de 17-25 μm et la hauteur de 30-110 μm . La paroi a une épaisseur de 2 μm environ. Les cellules peuvent contenir des grains d'amidon.

La plupart des rayons sont uni à trisériés ; quelques-uns, beaucoup plus larges, possèdent un canal sécréteur (Pl. 1, 6-8). En moyenne, les proportions sont les suivantes : 1-sériés : 23 % ; 2-sériés : 57 % ; 3-sériés : 17 % ; rayons pourvus d'un canal : 3 %. Exceptionnellement, un rayon 3-sérié peut être 4-sérié sur la hauteur d'une cellule.

Les rayons 1-sériés sont constitués de cellules dressées seules ou de cellules couchées et dressées. Ils sont larges de 16-28 μm et hauts de 28-200 μm (1 à 6 cellules). Dimensions

des cellules ($h \times l$) : $16 \times 16 \mu\text{m}$; $28 \times 24 \mu\text{m}$; $52 \times 16 \mu\text{m}$; $92 \times 16 \mu\text{m}$;... Les rayons plurisériés (largeur : $28-56 \mu\text{m}$, hauteur : $88-432 \mu\text{m}$ soit 3-21 cellules) ont un corps constitué de cellules arrondies, parfois ovales ($h \times l$: $16 \times 16 \mu\text{m}$; $28 \times 28 \mu\text{m}$; $28 \times 16 \mu\text{m}$; $40 \times 16 \mu\text{m}$;...). Les terminaisons sont constituées d'une cellule ovale ($h \times l$: $32 \times 24 \mu\text{m}$; $64 \times 28 \mu\text{m}$;...) ou d'une file de 2 à 4, rarement jusqu'à 7 cellules carrées ou rectangulaires ($h \times l$: $24 \times 24 \mu\text{m}$; $36 \times 24 \mu\text{m}$; $48 \times 20 \mu\text{m}$;...). Quelquefois, deux rayons consécutifs sont reliés par ces cellules.

En coupe radiale (Pl. 2, 1), le corps des rayons apparaît constitué de cellules couchées (longueur : $32-144 \mu\text{m}$) ; les cellules terminales sont de grosses cellules couchées plus hautes que celles du corps, des cellules carrées (longueur : $28-40 \mu\text{m}$) ou dressées (longueur : $12-36 \mu\text{m}$). Ces cellules terminales contiennent fréquemment un gros monocristal et peuvent alors être fortement dilatées ; on y trouve également par endroit des grains d'amidon. Les parois ont $1-2 \mu\text{m}$ d'épaisseur. On compte 6-9 rayons par mm tangentiel horizontal.

Certains rayons possèdent donc un canal sécréteur, exceptionnellement 2 (1 cas sur plusieurs centaines de rayons observés). Deux de ces rayons peuvent parfois se rejoindre. Ils ont en moyenne $420 \mu\text{m}$ de hauteur et $120 \mu\text{m}$ de largeur. Les canaux sont ronds ou légèrement ovales ; leur diamètre moyen est de $60 \mu\text{m}$. Ils sont bordés d'une couche de petites cellules sécrétrices. On compte 0 à 3 de ces rayons par mm^2 .

Les fibres (Pl. 1, 8) sont libriformes septées (1-4 septas — surtout 3 — par fibre). La paroi a $2-3 \mu\text{m}$ d'épaisseur. Leur longueur est de $360-750 \mu\text{m}$ (moyenne d'environ $500 \mu\text{m}$) et leur diamètre de $17-45 \mu\text{m}$ (mesures faites sur dilacérations). On observe de très petites ponctuations simples à lumen ovale ou très étiré obliquement, rares sur les parois tangentielles, abondantes sur les parois radiales. Les fibres contiennent par endroit de très nombreux grains d'amidon.

b) *Le liber* (Pl. 2, 2, 3).

Il forme un anneau rougeâtre d'environ 2 mm d'épaisseur. La zone cambiale est suivie par du liber à tubes criblés fonctionnels. Cette partie est peu épaisse et contient quelques petits canaux sécréteurs verticaux. L'ensemble ne mesure que $150 \mu\text{m}$ d'épaisseur environ dans une tige de 18 mm de diamètre. Très rapidement, des lisérés foncés apparaissent dans le liber, formés par l'écrasement de certains éléments, principalement les tubes criblés. Les canaux verticaux sont plus gros et plus nombreux que dans le liber nouvellement formé et sont entourés d'un parenchyme aliforme confluent. Ces canaux sont reliés entre eux par des canaux horizontaux tangentiels. Les rayons libériens deviennent sinueux et finissent par se perdre dans les îlots de parenchyme. Les monocristaux d'oxalate sont fréquents. On trouve également par endroit, dans le parenchyme et les rayons, des grains d'amidon. Le liber ne contient pas de fibres.

En coupe tangentielle, les rayons ont le même aspect que ceux du bois. Certains sont pourvus d'un canal sécréteur de dimensions plus importantes que ceux des rayons ligneux ; ils atteignent en moyenne $100 \mu\text{m}$ de diamètre. Certains sont très gros, leur diamètre avoisinant $200 \mu\text{m}$. Cette coupe permet aussi de voir le réseau complexe fait par l'ensemble des canaux sécréteurs, tous en communication les uns avec les autres : longitudinaux, radiaux et tangentiels (Pl. 2, 3). Ceci semble fréquent chez les *Burseraceae*. Nous l'avons déjà observé chez *Boswellia sacra* (DUPÉRON, 1979) ; ROTH (1981, p. 66 et 82, fig. 38) le

signale également chez *Bursera simarouba*, *B. copallifera* et *B. longipes*. Ce sont les cellules sécrétrices associées à ces canaux qui produisent le bdellium.

Radialement, les rayons sont constitués de cellules couchées, carrées et dressées, comme les rayons ligneux. Leur trajet devient sinueux quand on s'éloigne du cambium.

c) *Le périderme* (Pl. 2, 4-6).

La première assise subéro-phellodermique qui apparaît dans la jeune tige se constitue à partir des cellules sous-épidermiques. Les cellules de suber les plus proches de cette assise sont rectangulaires, à parois ondulées épaisses d'environ 2 μ m. Très vite, leur forme devient indéfinissable en raison de la compression qu'elles subissent. Puis, des couches d'une ou plusieurs assises de cellules plus grosses et non déformées apparaissent en alternance avec le type précédent. Toutes ces cellules possèdent une structure particulière. La paroi tangentielle interne est extrêmement épaisse et percée sur toute sa surface de canaux simples ou bifurqués qui sont en fait des ponctuations. La paroi tangentielle opposée est beaucoup plus fine. La cavité cellulaire se trouve ainsi considérablement réduite et, dans beaucoup de cas, un contenu noir fait ressortir cette cavité et les canaux de manière remarquable. De telles cellules existent dans le périderme d'autres végétaux. HÖHNEL (1878, p. 532, 533, 547 ; pl. 1, fig. 3) en signale chez *Platanus orientalis*, *Populus pyramidalis*, *Pirus sp.*, *Camelia sp.* Chez *Virgilia lutea*, c'est la paroi externe qui est très épaissie. SANIO (1860, p. 66) l'a également remarqué chez *Platanus occidentalis* et *Hamamelis virginica*.

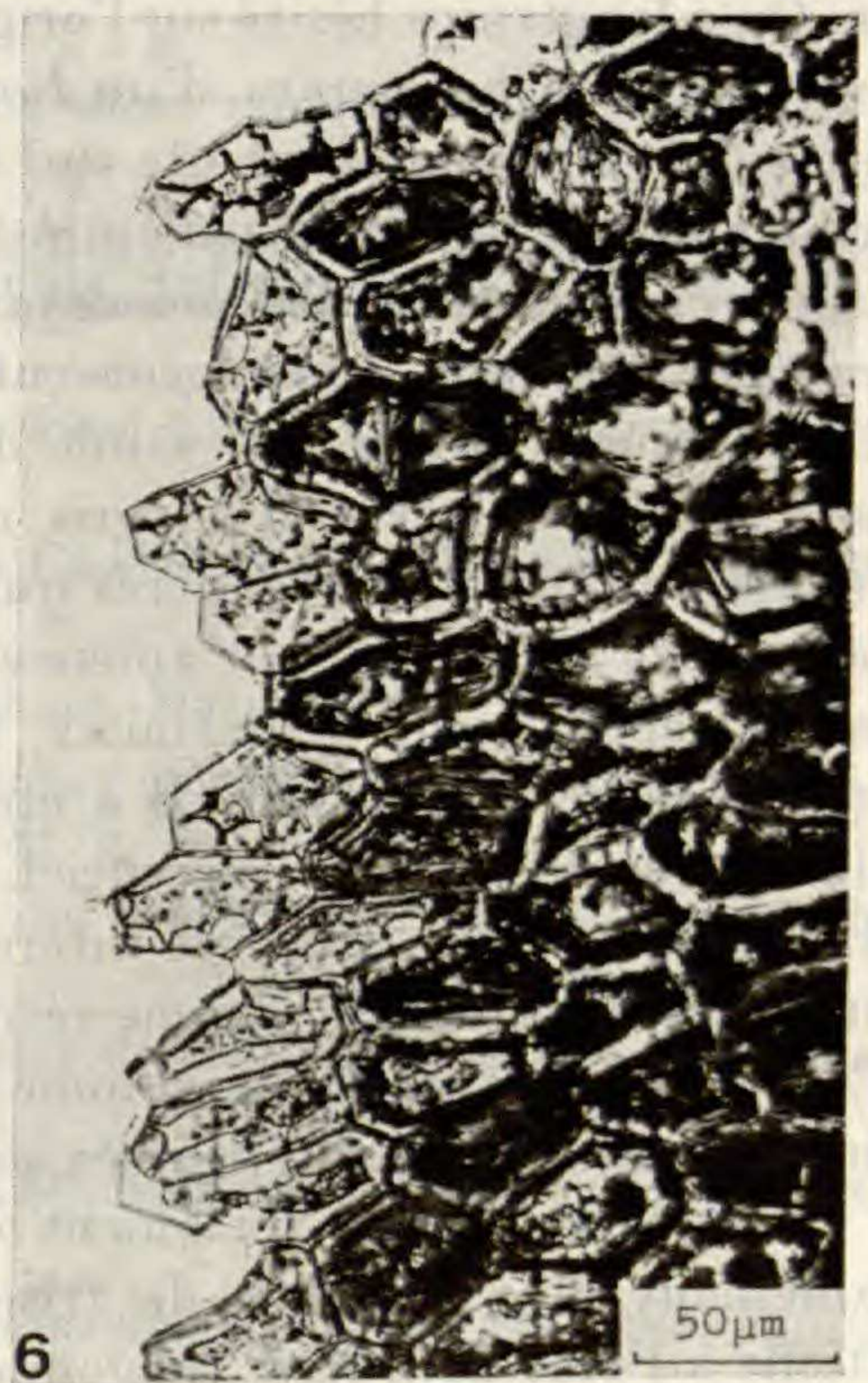
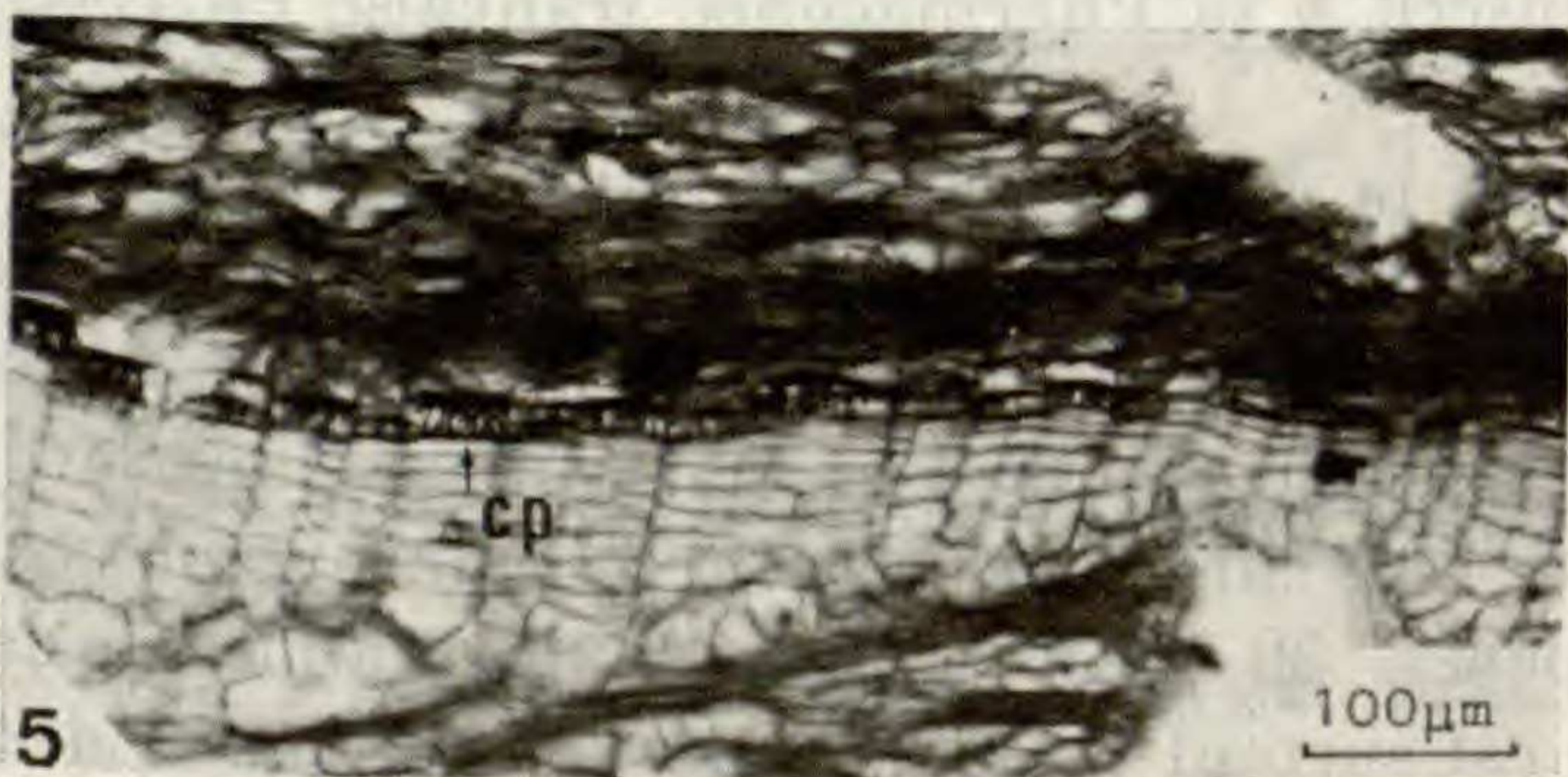
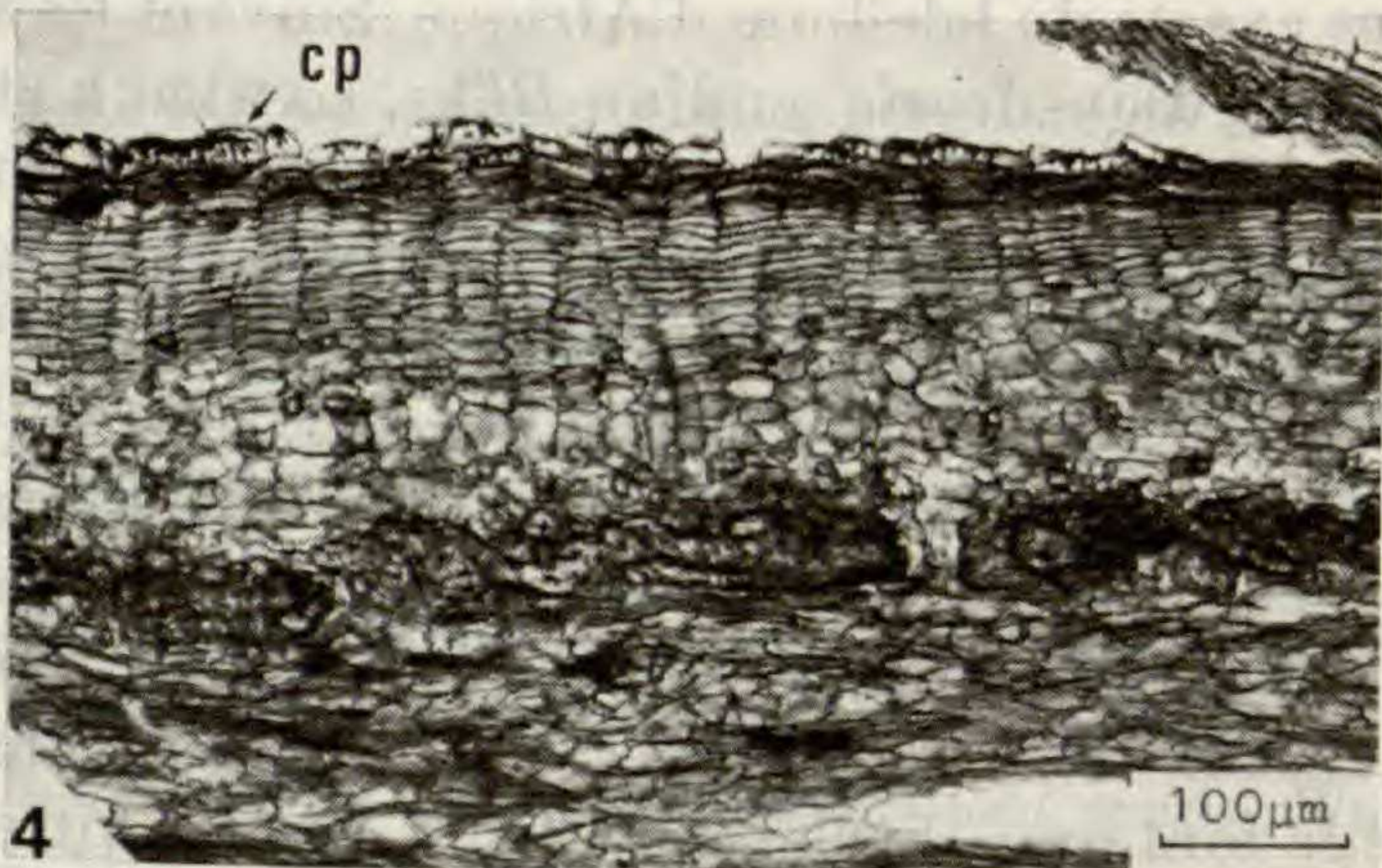
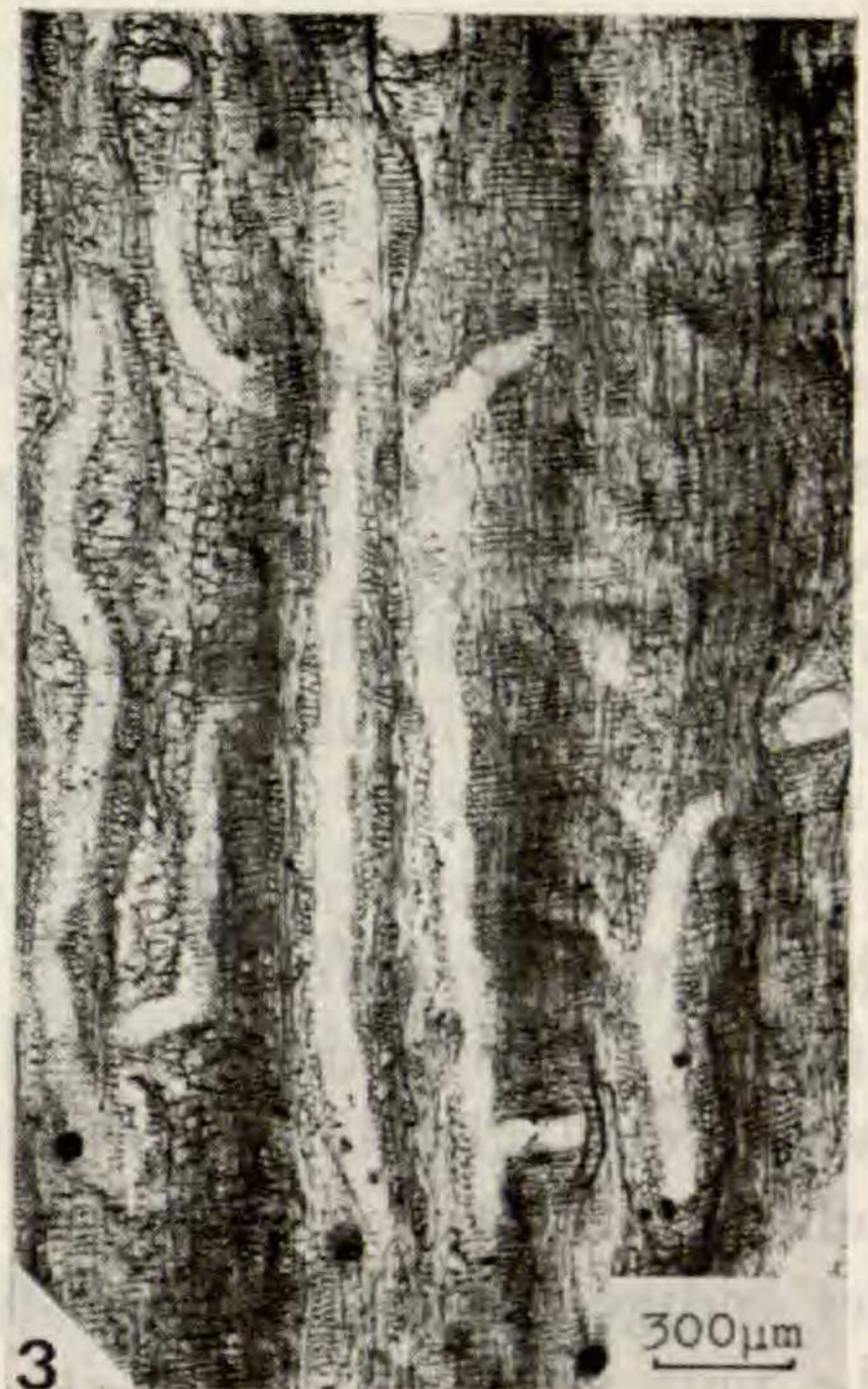
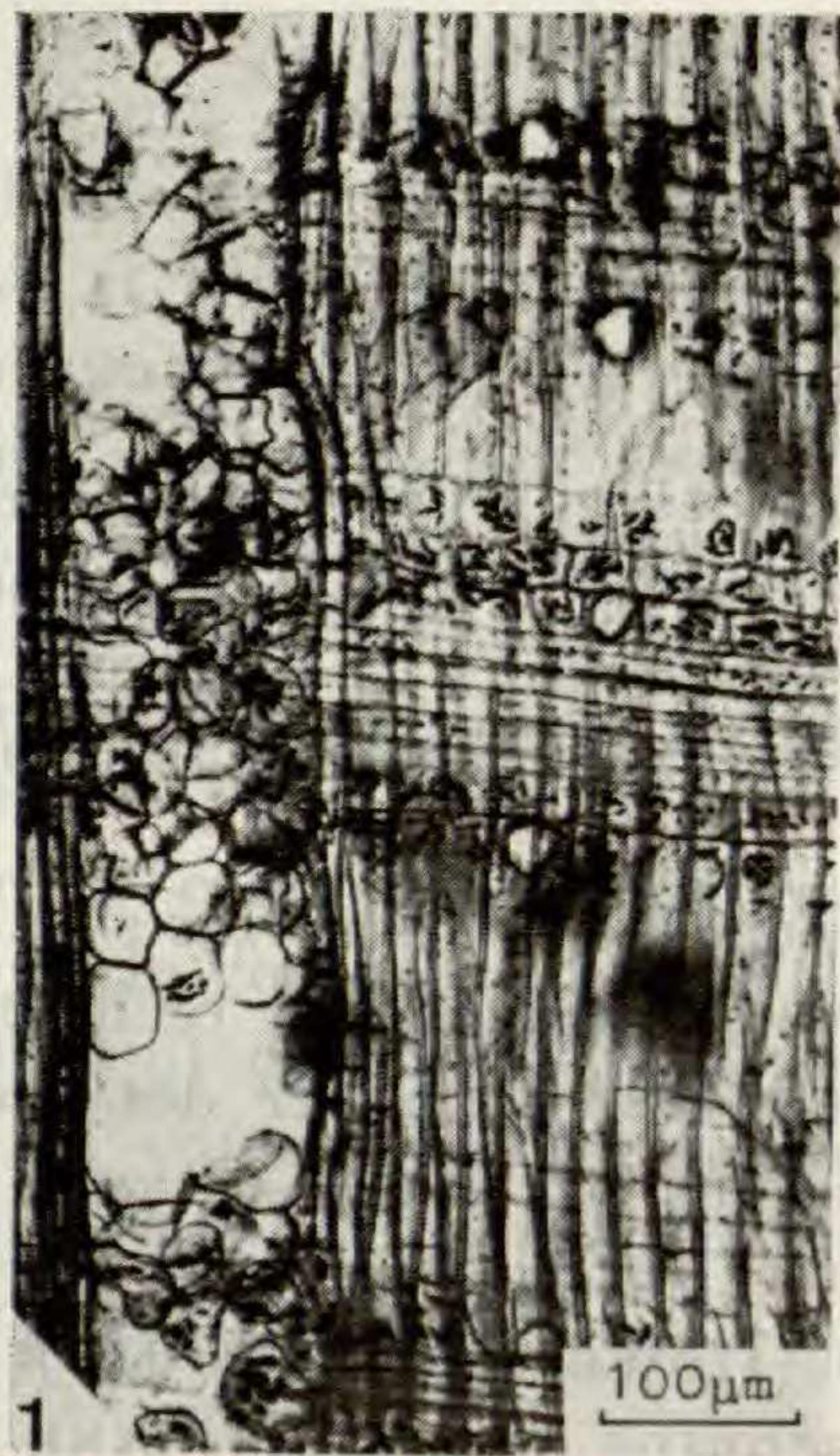
Ces cellules ont-elles un rôle particulier ? Ceci ne semble pas avoir été précisé, à notre connaissance. On constate tout de même que la desquamation du périderme se fait surtout au niveau de ces couches de grandes cellules sans qu'il y ait déchirement de paroi, mais seulement décollement des cellules banales de suber.

D'autres assises subéro-phellodermiques apparaissent plus profondément au sein du liber, sans former d'anneau complet autour de la tige. Elles se rejoignent en formant une succession d'arcs plus ou moins développés, ce qui détermine un rhytidome de type écailleux. Ces assises peuvent rejoindre la plus externe, recoupant ainsi les tissus primaires. Dans les parties externes à ces assises profondes, isolées de la partie vivante de la plante et amenées à s'exfolier apparaissent de nombreux cristaux prismatiques. La desquamation écailleuse est bien visible en surface des tiges (Pl. 1, I).

Le phelloderme est constitué d'une dizaine de couches de cellules parallélépipédiques banales à parois cellulósiques fines, présentant des méats. Il n'y a pas de cellules sclérifiées dans le phelloderme.

3. Remarque sur l'anatomie des rameaux épineux

L'anatomie de ces épines est semblable à celle de la tige principale. Cependant, le sclérenchyme que l'on trouve en périphérie du phloème primaire ne forme pas un anneau continu ; les cellules sont peu nombreuses, isolées ou en amas de quelques unités. Dans certains secteurs de la coupe transversale, les cristaux mâclés d'oxalate sont très nombreux dans les cellules du parenchyme cortical. L'examen de ces coupes nous a permis d'observer quelques lambeaux d'épiderme — non visible sur les tiges âgées — avec, immédiatement au-dessous, les cellules de suber. Ceci permet de confirmer que la première assise subéro-phellodermique formée est d'origine sous-épidermique (METCALFE & CHALK, 1950).



Pl. 2. — Tige de *Commiphora africana* (A. Rich.) Engl. : 1, coupe radiale du bois ; les vaisseaux contiennent de nombreux thyllés avec des grains d'amidon ; les rayons contiennent également de l'amidon et des cristaux, surtout localisés dans les cellules marginales ; 2, coupe transversale de l'écorce de la tige âgée ; les rayons libériens deviennent rapidement sinueux et disparaissent ; les tubes criblés s'écrasent et forment des lisérés foncés ; des assises subéro-phellodermiques apparaissent successivement au sein du liber ; en haut, on reconnaît encore les gros canaux sécréteurs du phloème primaire et les arcs de sclérenchyme dissociés ; les assises les plus externes du périderme formé le premier s'exfolient ; 3, coupe semi-tangentielle du liber ; les canaux sécréteurs radiaux, tangentiels et verticaux se rejoignent pour former un réseau ; 4, détail du périderme en coupe transversale ; l'exfoliation se fait au niveau de cellules particulières (cp) du suber présentant une paroi interne très épaisse percée de canaux correspondant à des ponctuations ; la cavité cellulaire réduite est souvent soulignée par un contenu noir ; 5, les mêmes cellules (cp) nées à partir d'un phellogène profond ; 6, détail de ces cellules vues sur un feuillet disposé à plat.

II. LE BDELLIUM

Bdellium est un terme assez général correspondant à des gommés-résines produites au niveau des canaux libériens par différentes espèces de *Commiphora*. On en connaît plusieurs sortes dont les principales sont désignées d'après leur provenance : bdellium d'Afrique ou niottout (*C. africana*), bdellium de l'Inde ou gogul (*C. roxburghii*) et bdellium du Scinde ou mukul (*C. mukul*) (MARCHAND, 1867b, p. 74).

La myrrhe, l'encens, le bdellium et autres gommés-résines des *Burseraceae* sont connus depuis l'Antiquité. Comme tout produit relativement rare, ils étaient très recherchés des anciens qui les vendaient à prix d'or et n'hésitaient pas à leur attribuer des propriétés merveilleuses. Le bdellium était utilisé comme aromate et comme excitant. Certaines formes, cependant, sont toxiques. Ainsi, l'oléo-résine sécrétée par *C. drake-brockmanii* est utilisée par les indigènes Somalis pour empoisonner les léopards (HOWES, 1949, p. 153).

Le mot bdellium aurait été d'abord utilisé par DIOSCORIDE, puis par PLINE et AVICENNE. On a longtemps hésité sur l'origine exacte du bdellium d'Afrique. Suivant les auteurs, il provenait d'un *Chamaerops*, d'un *Borassus*, d'un *Acacia* ou d'un *Rhus*. LAMARCK et VIREY l'attribuent à un *Amyris*, plante qui est ensuite classée par ADANSON dans la famille des Pistachiers sous le nom de *Niottout*. A. RICHARD le décrit sous le nom de *Heudelotia africana*, puis ARNOTT le nomme *Balsamodendrum africanum*. C'est en 1883 qu'ENGLER le baptise *Commiphora africana*, nom encore utilisé de nos jours.

Le bdellium d'Afrique s'exsude du tronc « en larmes globuleuses ou piriformes recouvertes d'un enduit terne d'un gris rougeâtre ou verdâtre, à cassure rougeâtre, souvent agglomérées en masses irrégulières qui se ramollissent à la chaleur. L'odeur est légèrement aromatique, la saveur âcre et amère » (JESSENNE, 1974, p. 44). Les indigènes le considèrent comme un répulsif pour les termites. Ils le font aussi brûler dans leurs cases, à titre d'antiseptique, afin de les assainir. Il a été inscrit à la Pharmacopée française en 1908 comme constituant de l'Emplâtre mercuriel.

Dès le XIX^e siècle, on s'est intéressé à la composition chimique du bdellium et on lui reconnaissait sa nature de gomme-résine. FLÜCKIGER (*in* TSCHIRCH, 1906, p. 410) y a trouvé 70,3 % de résine et 29 % de gomme. Plus récemment, JESSENNE (1974) a fait une étude physique et chimique très poussée de la partie gommeuse. Sans entrer dans le détail de cette étude, nous dirons seulement que l'auteur reconnaît 70 % d'une résine constituée probablement d'un mélange de triterpènes, 30 % de gomme hydrosoluble et de l'huile essentielle à l'état de traces. La gomme est surtout constituée d'une protéine et de glucides en quantités à peu près égales, ainsi que d'acides uroniques.

III. CONCLUSIONS

Dans un précédent article (DUPÉRON, 1979), nous avons étudié l'anatomie de la tige d'une autre *Burseraceae*, *Boswellia sacra*, qui fournit l'encens.

La comparaison de ces deux espèces nous permet de constater l'existence de nombreux points communs dans l'anatomie du bois et du liber. Les vaisseaux ont un aspect

et des dimensions comparables ; le parenchyme est rare, les fibres septées ; les rayons sont 1-3-sériés et certains possèdent un canal sécréteur. Quant au liber, bien que moins épais et dépourvu de fibres chez *Commiphora africana*, il possède le même réseau de canaux résinifères que *Boswellia sacra*. La différence essentielle existe au niveau du péricorde. Chez *B. sacra*, une seule assise subéro-phellodermique (d'origine sous-épidermique) fonctionne. Chez *C. africana*, la première assise est aussi d'origine sous-épidermique mais il en apparaît d'autres, plus profondes, d'origine libérienne. On a, dans ce cas, un véritable rhytidome de type écailleux. Chez *B. sacra*, la desquamation du péricorde se fait par l'intermédiaire de cellules particulières, les cellules phelloïdes, qui se cassent en deux parties à cause de la conformation spéciale des parois radiales. Chez *C. africana*, le processus est moins évident et semble dû à la présence de grandes cellules dont la paroi tangentielle interne est considérablement épaissie.

BIBLIOGRAPHIE

- DUPÉRON, J., 1979. — Contribution à l'étude de *Boswellia sacra* : anatomie de la plantule et de la tige âgée. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 1, section B, n° 3 : 171-189, 5 pl.
- GUILLAUMIN, A., 1909. — Recherches sur la structure et le développement des Burséracées, application à la systématique. *Ann. Sci. nat. Bot.*, 9^e sér., 10 : 201-302, 62 fig.
- HEIMSCH, C. Jr., 1942. — Comparative anatomy of the secondary xylem in the « Gruinales » and « Terebinthales » of Wettstein with reference to taxonomic grouping. *Lilloa* 8 : 83-198, 17 pl.
- HÖHNEL, F. von, 1878. — Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. *Sber. Akad. Wiss., Wien, Math.-Nat. Kl.* 76 (1) : 507-662, pl. I et II.
- HOWES, F. N., 1949. — *Vegetable gums and resins*. Waltham, Mass. U.S.A., 188 p., 39 fig.
- JESSENNE, M. G., 1974. — *Les gommés de deux gommés-résines (Bdellium, Galbanum)*. Thèse Doctorat d'État, Pharmacie, Université de Lille II, 81 p.
- MARCHAND, L., 1867a. — Recherches sur l'organisation des Burséracées. *Adansonia* 8 : 17-71, pl. 1-3 et 5.
- MARCHAND, L., 1867b. — Recherches pour servir à l'histoire des Burséracées. III. *Adansonia* 8 : 74-81, pl. 2.
- METCALFE, C. R. & CHALK, L., 1950. — *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford, 1 : 341-349.
- ROTH, I., 1981. — *Structural patterns of tropical barks*. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart, 609 p., 282 fig.
- SANIO, C., 1860. — Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korkes. *Jahrb. wiss. Bot.* 2 : 39-108, pl. 7-13.
- SCHNELL, R., 1977. — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale*. Gauthiers-Villars, Paris, 4, 378 p., 113 fig.
- SPIEKERKOETTER, H., 1924. — Untersuchungen zur Anatomie und Systematik ostafrikanischer Meliaceen, Burseraceen und Simarubaceen. *Bot. Arch.* 7 : 274-320.
- TSCHIRCH, A., 1906. — *Die Harze und die Harzbehälter mit Einschluss der Milchsäfte*. Leipzig, XXII + 1268 p., 104 fig.
- WEBBER, I. E., 1941. — Systematic anatomy of the woods of the Burseraceae. *Lilloa* 6 : 441-465, 4 pl.